

# 蝗虫触角感受器及其生态学意义\*

陈湖海 康乐

(中国科学院动物研究所 北京 100080)

关键词 蝗虫 触角 感受器 形态 分布 生态学

触角是昆虫感觉系统的重要组成部分,行使着嗅觉、触觉、味觉及感受气流、CO<sub>2</sub>、湿度和温度等功能,左右着其选择食物、取食、躲避危险、寻觅配偶及为子代选择栖息场所等一系列适应性行为<sup>[1]</sup>。触角功能是通过密布其上的各种感受器接受来自外界的刺激,再由感觉细胞的树突、轴突将刺激传递到中枢神经系统实现的。昆虫依靠对一系列感受器获得的不同感受输入的综合分析,做出相应的行为反应<sup>[2]</sup>。

对蝗虫触角感受器的研究,有助于深入了解蝗虫的化学感受系统,通过探究其数目及分布的原因,揭示出触角感受器与行为反应之间的关系,了解蝗虫与自然界之间的化学联系。对触角感受器的研究既属于昆虫学的基础理论问题,也为探索蝗虫控制的新途径提供科学的启示。

迄今,对触角感受器的研究仍为昆虫感受系统研究的主要内容。随着实验仪器的更新和方法的改进,这方面的研究经历了不断发展的过程。早期的研究,借助光学显微镜,仅依据感受器的外部形态划分类型和推测功能。扫描电镜(SEM)与透射电镜(TEM)的出现,使研究者们得以对感受器进行精细的外部形态及超微结构的深入研究,结合触角刺激-反应关系的电生理学实验,为探究感受器的功能提供了科学依据。

有关直翅目昆虫触角感受器的形态及分布的研究主要集中于蝗科。Chapman<sup>[2]</sup>, Blaney和Simmonds<sup>[3]</sup>曾对蝗虫化学感受器的研究作过综述报道。本文将从以下几方面阐述这一领域的研究进展。

## 1 触角感受器的分类

目前对感受器的分类既可从形态上也可从功能角度划分,更为多见的是将两者结合起来,互为补充。依据形态对感受器进行分类常因不同作者,不同研究对象而略有差异或者称谓不同。如《中国飞蝗生物学》中,将飞蝗触角上的感受器划分为毛型感受器、刺型感受器、栓锥型感受器、钟型感受器、腔锥感受器和与听觉有关的感受器等6种类型<sup>[4]</sup>。Zackaruk<sup>[5]</sup>在综述昆虫感受器时,将其分为刚毛型感受器、毛型感受器、锥型感受器、腔型感受器、坛型感受器、钟型感受器、板型感受器、栓型感受器、楔型感受器和鳞片型感受器等10种类型。

\* 本项目为国家杰出青年科学基金资助项目(批文号:39725004);

第一作者介绍:陈湖海,女,26岁,助理工程师,硕士;

收稿日期:1997-10-9,修回日期:1997-12-20

Blaney 和 Simmonds<sup>[3]</sup>在蝗虫化学感受器的综述中,对其类型作了全面系统的总结,将直翅目触角感受器从形态上划分为以下几类:毛型感受器(Sensilla Trichodea):为插入皮层内的纤细毛状结构,并通过膜质凹陷可以活动,通常为接触化学感受器、嗅觉感受器、机械感受器;刚毛型感受器(Sensilla Chaetica):与毛型感受器相似,但较粗大,为触觉感受器,但有时也为化学感受器;锥型感受器(Sensilla Basiconic):短毛发状,顶端为尖头或锥状,通常为接触化学感受器;腔锥型感受器(Sensilla Coeloconica):在皮层凹陷中间有尖头物的感受器,通常为嗅觉感受器。此外,Bland<sup>[6]</sup>在对55种蝗虫触角感受器的研究中还发现钟型感受器、板状感受器、桨形感受器、耳形感受器及晶状体结构等特殊类型。它们在触角上数目较少,分布范围较小,仅在一些个别种类中存在,其功能也缺少电生理学证据。

单凭外形来分类有其局限性,不同功能的感受器可能具有难以分辨的相似外表<sup>[3]</sup>。因此,只有结合功能分类才是全面科学的。由于有关感受器的细微结构与其功能的研究较少,所以根据功能来划分感受器时,常采用如下简单而不太严格的标准<sup>[2]</sup>:没有孔洞,有一个终结于毛体或管体基部神经的感受器,被认为是机械感受器<sup>[7]</sup>,它们多为刚毛型感受器或毛型感受器,通常具有机械感受功能。有一个端孔的感受器,被认为是接触化学感受器,又称单孔感受器(Uniporous Sensilla),有时也有嗅觉功能,蝗虫触角上大量出现的毛型或锥型感受器就是接触化学感受器<sup>[2]</sup>。在壁上有大量小孔存在的感受器,被认为是嗅觉感受器,也称多孔感受器(Polyporous Sensilla),如 Ameismeier<sup>[8]</sup>研究的飞蝗5龄幼虫触角上的两种多孔的薄壁嗅觉感受器。还有一类特殊的温湿度感受器,具有与腔锥嗅觉感受器在光镜下无法区分的外表,其功能则完全不同,它们具有感受干、湿气流和湿度感觉神经源和感受温度下降的温度感受神经源组成的固定的神经组织<sup>[9]</sup>。可通过电生理实验来辨别这类感受器。Altner 与 Lof-

tus<sup>[10]</sup>对这类感受器进行了详细的电生理学和超微结构研究,并将具有腔锥外表的温湿度感受器分为两种类型:(a)存在壁孔和两个向心的表皮层的感受器;(b)缺少壁孔的感受器。通过观察两种感受器内不同感受体的分布,认为具有感受干、湿气流和温度下降的3种感受体并存的感受器通常不存在壁孔。

在多数研究中,大的分类基础上感受器外部形态的细微差别,仅作形态描述,其功能则根据与之有相似结构的已知功能感受器推测得知<sup>[2]</sup>。近年国内的报道有中华稻蝗触角感受器的种类、形态和分布的研究<sup>[11]</sup>。Chieng 和 Hansson<sup>[12]</sup>最近进行了沙漠蝗(*Schistocera gregaria*)的触角嗅觉感受器的外形分类及嗅觉感觉神经的电生理学研究,通过扫描电镜观察感受器外形,将触角嗅觉感受器分为腔锥感受器、锥形感受器和毛型感受器,并用透射电镜观察其超微结构。在感受器的电生理实验中发现:毛型及锥形感受器中的感受神经对雄性产生的群聚激素及植物化合物有明显刺激反应,腔锥感受器中的感受神经对植物气味化合物及有机酸(幼虫发出的气味化合物)有明显反应,但对群聚激素有抑制反应。

## 2 触角感受器的分布

Chapman 与 Greenwood<sup>[13]</sup>研究了飞蝗成长过程中触角感受器的数目与分布的变化,发现触角端节在孵化时就形成了所有感受器,随着每次蜕皮都加入新的触角节,相应地增加更多的感受器,感受器的分化随着触角的延伸而逐渐增加。毛型接触化学感受器的形成早于嗅觉感受器,大部分的嗅觉感受器出现于每个触角节的前部和后部感受区域,锥型感受器和腔锥型感受器的分布由互相分离又互相作用的毛原细胞组成,并由它们决定其分化。

Uvarov<sup>[14]</sup>发现蝗虫触角的下表面和外侧面表面的感受器数目大致是内侧和上表面的二倍。Bland<sup>[15]</sup>对艾灌蝗(*Hypochlora alba*)的触角和口器上的感受器形态及分布做了详细研究。另外除了 Chapman 与 Greenwood<sup>[13]</sup>的工

作外, Bland<sup>[6]</sup>通过对 55 种蝗虫触角的研究, 得出一个感受器分布的大致统计结果, 即毛型感受器主要分布于触角上近基的触角节, 锥型感受器主要分布于中间偏向远基的触角节, 而腔型感受器则主要分布于远基的触角节。

### 3 蝗虫触角感受器的数目

蝗虫触角上感受器总数是巨大的, 一种雏蝗 (*Chorthippus curtipennis*) 雄虫的一根触角上有多达 8 500 个感受器, 雌虫有 5 890 个<sup>[6]</sup>, 沙漠蝗 (*Schistocera gregaria*) 雄虫每根触角上约有 5 000 个感受器, 发出约 10 600 个神经<sup>[2]</sup>, 而线条蝗 (*Eritettix abortivus*) 的雄虫触角上却只有 708 个感受器<sup>[6]</sup>。可见, 触角感受器的变化范围可以由几百个到几千个。蝗科昆虫触角感受器以化学感受器为主, 机械感受器的数目相当少<sup>[6]</sup>。

包括蝗虫在内的许多直翅目昆虫的雄虫比雌虫有更丰富的嗅觉感受器, 这些感受器可能与性引诱有关, 大量数目的感受器, 增大了捕捉气味分子的表面积, 提高了感知效率, 使昆虫能对低浓度的外激素产生行为反应<sup>[2]</sup>。大多数蝗虫触角上拥有大量的化学感受器, 这些感受器与辨别食物有关, 沙漠蝗中有的感受器与感受群体外激素 (Social pheromone) 有关<sup>[16]</sup>。

蝗虫的温湿度感受器很少, 但却能对小于 1℃ 的温湿度变化发生反应, 由此可知: 当外界刺激如温湿度刺激, 能轻易影响到每个细胞时, 则昆虫只需少量感受该刺激的感受器, 相反大量的感受器只有在外界刺激物与感受器接触机会很少时才需要<sup>[2]</sup>。

### 4 蝗虫感受器数目的生态学意义

感受器的数目及分布是选择压力不断变化、相互作用的结果<sup>[2]</sup>, 其中, 个体大小、性别、食性、习性和栖境等都是重要的影响因素。

**4.1 个体大小性别与感受器数目** 蝗虫感受器数目与触角长度有很好的相关性, 在同种昆虫的幼虫发育过程中, 触角感受器的数目与触角长度成比例增长, 而密度则相应下降<sup>[2]</sup>。蝗

科昆虫雄虫的触角嗅觉感受器明显多于雌虫, 其中大部分种类是靠性外激素接近雌性的<sup>[2]</sup>, 由此可见, 这些嗅觉触角感受器与性引诱有关。

**4.2 习性与感受器数目** 相同种类中, 不同生活习性也可导致触角感受器的差异。Greenwood 和 Chapman<sup>[17]</sup>发现散居型的飞蝗比群居型的有更多的触角嗅觉感受器, 他们认为群居中群体的优势减少了个体的感受器数目。Heifetz 等人<sup>[18]</sup>研究了飞蝗 (*Locusta migratoria*) 的以色列种群与非洲飞蝗 (*L. m. migratorioides*) 的习性差异, 发现两种飞蝗触角上主要有两种类型的感受器: 单孔短锥感受器和多孔腔锥感受器, 前者有味觉功能, 后者与嗅觉有关。在非洲飞蝗 (*L. m. migratorioides*) 中, 两种感受器的数目均是散居型高于群居型, 而在以色列的飞蝗 (*Locusta migratoria*) 中, 只有散居型的腔锥感受器数目高于群居型, 而短锥感受器并不高。他们认为, 散居型飞蝗对寄主植物和产卵场所的感知和定位能力具有更高的要求, 与散居型飞蝗触角上有更丰富的嗅觉感受器是一致的。但未分析散居型短锥感受器数目不高于群居型的原因。

**4.3 食性、栖境与感受器数目** Bland<sup>[6]</sup>研究了蝗虫触角上感受器数目与食性的关系。他将 55 种蝗虫分为不同食性组, 研究其触角感受器的分布规律, 认为, 单食性种各种感受器的数目最少。在多食性种中, 长锥型感受器和腔锥型感受器大致相近, 在以禾本科植物为食的草食性种中细短锥型感受器最少, 短锥形感受器则相当多, 以等量杂草和禾本科植物为食的植食性种的短锥型感受器最少, 但不同的食性种中感受器总数的差异不明显。一般情况下, 荒漠种的感受器数目少于生活在茂密草地上的种, 干旱地区的种比在潮湿杂草栖境下生活的种有较少的感受器<sup>[6]</sup>。

总之, 蝗虫触角感受器的数目与分布是相互作用选择压力综合作用的结果, 由多因素决定<sup>[2]</sup>。其形成反映了各种选择压力长期作用的平衡。

## 5 未来研究展望

基于当前的研究, 本文认为未来蝗虫触角感受器的研究可在广度和深度上继续发展。

从广度上讲, 有以下发展方向: (1) 继续研究未知感受器情况的蝗虫, 研究其触角感受器的形态、分布及功能。目前已研究过的蝗虫种类, 只是蝗虫总数的很少一部分。这方面的工作有待进一步扩展。(2) 拓宽蝗虫触角感受器研究的视野, 结合蝗虫其它部位或其它相关的昆虫种类的感受器研究, 综合分析触角感受器的分布规律。例如, 不同种类的昆虫在食性相似的情况下, 其触角感受器的数目仍相差很远, 探究其中的原因有助于更全面地认识理解蝗虫触角感受器的分布规律。

从深度上讲, 有以下发展方向: (1) 未来的工作可在当前研究的基础上, 对蝗虫触角感受器的形态、分布及功能上做出更加细致精确的研究。目前对感受器的研究, 大多数以外形分类, 且分类情况不一致, 感受器的电生理学证据也较少。这方面的工作有待进一步完善。(2) 在分析感受器数目的生态学意义时, 大部分研究着眼于感受器总数与各种影响因素的关系, 而事实上在此基础上具体分析不同功能类型的感受器的变化规律, 将可能揭示出仅考虑总数无法揭示的规律, 这将是该工作有益的进展。

## 参 考 文 献

- Bell, W. J., R. T. Carde (美) 著, 黄新培, 管致和译. 昆虫化学生态学. 北京: 北京农业大学出版社, 1990. 3-5.
- Chapman, R. F. Chemoreception; The Significance of Receptor Numbers. *Advances in Insect Physiology*, 1982, 16: 247-333.
- Blaney, W. M., M. S. J. Simmonds. The Chemoreceptors *Biology of Grasshoppers* Edited by R. F. Chapman, A. Joern A Wiley-interscience Publication, 1989, 1-38.
- 郭 邦, 陈永林, 卢宝廉. 中国飞蝗生物学. 济南: 山东科学技术出版社, 1991, 154-162.
- Zackaruk, R. Y., V. D. Shields. Sensilla of Immature Insects *Annu. Rev. Entomol.*, 1991, 36: 331-354.
- Bland, R. G. Antennal Sensilla of Acrididae (Orthoptera) in Relation to Subfamily and Food Preference *Entomological Society of America*, 1989, 82(3): 368-384.
- McIver, S. B. Structure of Cuticular Mechanoreceptors of Arthropods. *Ann. Rev. Ent.*, 1975, 20: 381-397.
- Arneismeier, F. Ultrastructure of the Chemosensitive Basiconic Single-walled wall-pore Sensilla on the Antennae in Adults and Embryonic Stages of *Locusta Migratoria* L. (Insecta, Orthoptera). *Cell Tissue Res.* 1987, 247: 605-612.
- Loftus, R. Temperature-dependent dry receptor on antenna of *Periplaneta*. *J. comp. Physiol.*, 1976, 111: 153-170.
- Alter, H., Ch. Routil, R. Loftus. The Structure of Bimodal Chemo-, Thermo- and Hygroreceptive Sensilla on the Antenna of *Locusta Migratoria*. *Cell and Tissue Research*, 1981, 215: 289-308.
- 许培查, 许升全, 郑哲民. 中华稻蝗触角感受器的种类、形态和分布. *昆虫学研究*, 1994, 1: 196-200.
- Chieng, S. A., B. S. Hansson. Morphological types and Physiological Responses of Antennal Olfactory Receptor Neurons in the Desert Locust, *Schistocerca Gregaria*. (Orthoptera: Acrididae). *The Proceedings of XX International Congress of Entomology*, 1996, 137.
- Chapman, R. F., M. Greenwood. Changes in Distribution and Abundance of Antennal Sensilla During Growth of *Locusta Migratoria* L. (Orthoptera: Acrididae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 1986, 15: 83-96.
- Uvarov, B. P. Grasshoppers and Locusts *A Handbook of General Acridology*. The Syndics of the Cambridge University Press, 1996, 2: 161-175.
- Bland, R. G. Morphology and Distribution of Sensilla on the Antennae and Mouthparts of *Hypochlora alba* (Orthoptera: Acrididae). *Annals of the Entomological Society of America*, 1982, 75 (3): 272-283.
- Gillett, S. D. The Action of the Gregarisation Pheromone on Five Nonbehavioural Characters of Phase Polymorphism of the Desert Locust, *Schistocerca Gregaria* (Forsk.) *Acrida*, 1975, 4: 137-149.
- Greenwood, M., R. F. Chapman. Differences in Number of Sensilla on the Antenna of Solitary and Gregarious *Locusta Migratoria* L. (Orthoptera: Acrididae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 1984, 13: 295-301.
- Heifetz, Y., W. Shalom, Applebaum, George B. Popov Phase Characteristics of the Israeli Population of the Migratory Locust, *Locusta migratoria* (L.) (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Orthoptera Research*, 1994, 2: 15-20.